Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Die Veränderung der Paarungs- und Revierrufe von *Hyla arborea savignyi* Audouin (Anura) nach Ausschaltung von Kehlkopfmuskeln

Von

ERNST WEBER, Bonn

Einleitung

Nach der operativen Entfernung einzelner oder mehrerer Muskelpaare des Kehlkopfes verändert sich bei einheimischen Bufoniden und Raniden das Lautbild der Befreiungsrufe (Weber 1975). Während sich bei den Bufoniden vorwiegend das Verhältnis zwischen geräuschhaftem und klanghaftem Anteil verschiebt, ist bei *Rana* die Bildung und der Rhythmus der Impulse gestört. Die Veränderungen sind bei den Raniden tiefgreifender als bei den Bufoniden, was auf einen spezifischeren Einfluß der Kehlkopfmuskeln bei der Lautbildung hindeutet. Da jedoch die Paarungsrufe differenzierter und für die einzelnen Anurenarten wegen ihrer Artspezifität charakteristischer sind als die Befreiungsrufe (Schneider, 1967, 1968, 1973, 1974; Lörcher, 1969; Wahl, 1969; Heinzmann, 1970; Lörcher und Schneider, 1973; Weber, 1974), ist es aufschlußreicher zu wissen, ob und wie sich das Lautbild dieses Ruftyps nach der Entfernung von Kehlkopfmuskeln ändert. Für diesen Versuch kommen aber nur Arten in Frage, die sich durch Hormoninjektion zum Rufen stimulieren lassen. Das ist zum Beispiel bei *Hyla arborea savignyi* der Fall. Ich wählte darum diese Art für meine Ausschaltversuche und untersuchte neben dem Paarungsruf auch den Revierruf.

Methode

Meine Versuchstiere, die ich über den Tierhandel bezog, stammen aus der Türkei.

Folgende Kehlkopfmuskeln sind bei *Hyla arborea savignyi* vorhanden: M. dilatator, M. hyo-laryngeus, M. sphincter anterior und posterior. Die Kehlkopfmuskeln entfernte ich operativ, und zu jedem Ausschaltungsversuch zog ich ein neues unbehandeltes Männchen heran. Ich operierte am betäubten Tier (3%ige Urethan-Lösung) unter einer Stereo-Lupe von Zeiss,

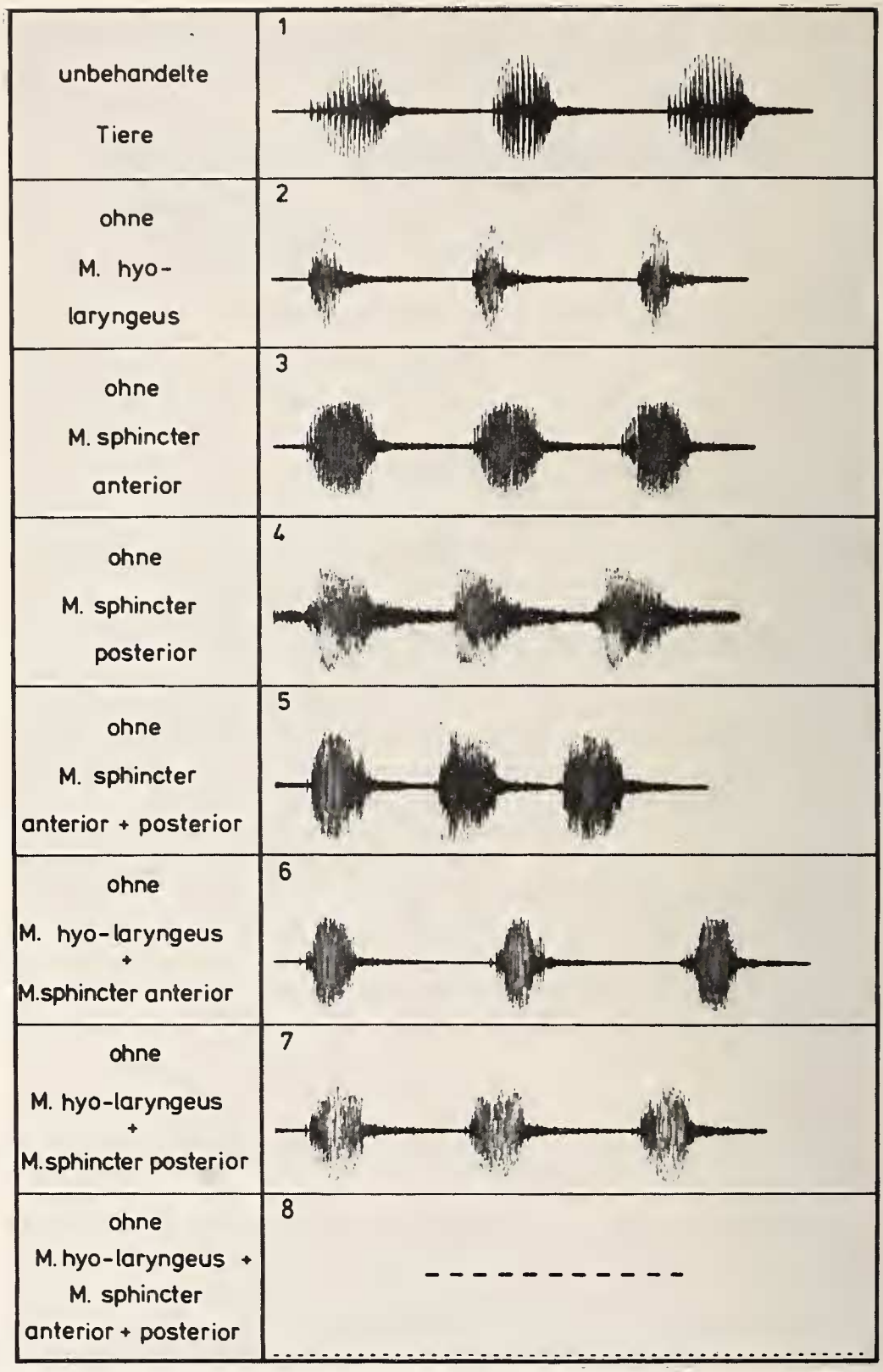

Abb. 1: Oszillogramme von Paarungsrufen unbehandelter und operierter Tiere. Zeitmarke 50 Hz.

Zunächst schnitt ich links und rechts vom Aditus die Mundschleimhaut auf und trug dann den betreffenden Muskel auf beiden Seiten des Kehlkopfes ganz ab.

Nachdem die Wunde in wenigen Tagen geheilt war, spritzte ich die Tiere mit 1 000 I. E. des rufstimulierenden Hormons Anteron[R] der Firma Schering AG Berlin. Nach zwei bis drei Tagen konnte ich die gespritzten Tiere

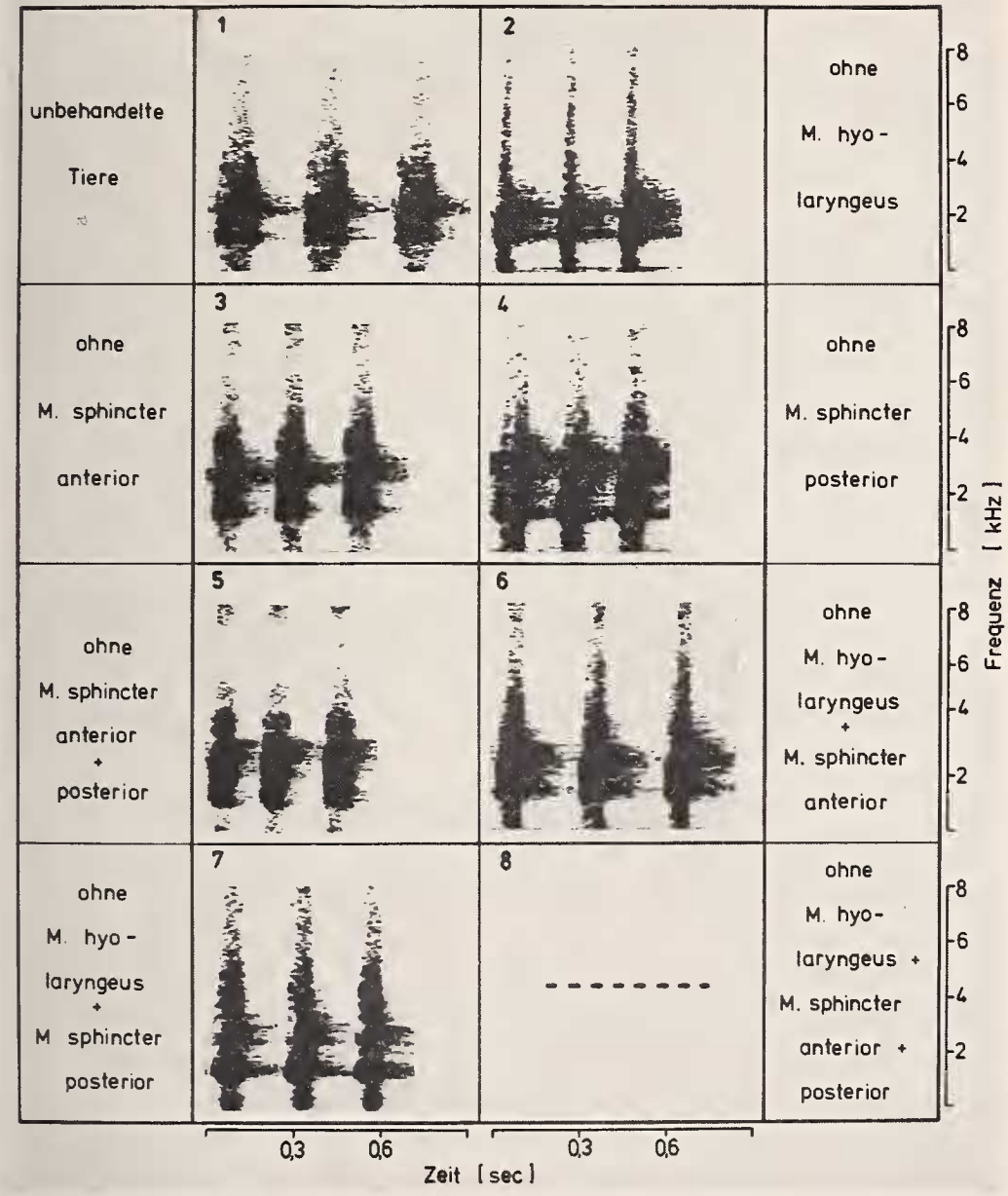

Abb. 2: Frequenzspektrogramme von Paarungsrufen unbehandelter und operierter Tiere.

durch Abspielen natürlicher Paarungsrufe kurzfristig zur Abgabe von Paarungsrufen stimulieren. Die Revierrufe provozierte ich, indem ich jeweils zwei Männchen auf engem Raum zusammensetzte.

Bei der Aufnahme saßen die Tiere in einem kleinen Drahtkäfig und riefen bei Tageslicht und einer Zimmertemperatur um 22° C. Die Rufe registrierte ich mit einem Mikrophon M 101 N von Beyer und einem Tonbandgerät TK 3200 von Grundig bei einer Bandgeschwindigkeit von 9,5 cm/sec. Die Oszillogramme fertigte ich mit einem Tektronix-Oszillographen Typ 502 A und einer automatisch gesteuerten Kamera von Dr. Ing. F. J. Tönnies an. Zur Frequenzanalyse benutzte ich einen Kay Electric-Sonagraphen 7029 A.

Ergebnisse

Den Aufbau und die biologische Bedeutung der Paarungs- und Revierrufe der Männchen von *Hyla arborea savignyi* haben Schneider und Nevo (1972) beschrieben. Der Paarungsruf (PR) erklingt während der Fortpflanzungszeit der Tiere und ist zu unterschiedlich langen Serien verknüpft. Der Ruf (Impulsgruppe) ist geräuschhaft und besteht aus etwa 20 Impulsen. Mit steigender Lufttemperatur sinkt die Dauer der Impulsgruppen sowie die Dauer der Intervalle, auch die Dauer der einzelnen Impulse/Ruf ist leicht rückläufig. Der Revierruf (RR) dient bei paarungs- und rufaktiven Männchen zur Abgrenzung eines kleinen Revieres von etwa 50 cm Durchmesser. Der RR ist geräuschhaft und baut sich aus Impulsen in lockerer Folge auf.

Der Paarungsruf: Bei den Rufen intakter Tiere folgen die Impulse gleichmäßig aufeinander; bei allen Ausschaltungsversuchen hingegen wird die Impulsfolge unregelmäßig (Abb. 1.2—7). Die einzelnen Impulse schwingen nicht mehr aus, sondern überlagern sich, d. h. die Bildung der Impulse ist gestört.

Auf die Intensität der Rufe wirkt sich eine Muskelausschaltung nicht aus. Auch der Verlauf der Intensität bleibt im wesentlichen gleich mit Ausnahme der Rufe nach Abnahme des M. sphincter posterior (Abb. 1.4). Hier setzen bereits die ersten Impulse mit maximaler Intensität ein. Wird der M. hyo-laryngeus wegoperiert, so ist die Dauer der Impulsgruppen etwas reduziert (Abb. 1.2/1.6 und 1.7).

Die ausklingenden Impulsgruppen werden vor allem nach Abnahme des M. sphincter posterior unvollständiger gedämpft als bei den Rufen intakter Tiere (Abb. 1.4). Das bedeutet, daß die Intervalle besonders im Anfangsteil nicht mehr schallfrei sind.

Bei den Rufen intakter Tiere sind die Frequenzen über den Bereich von 8 kHz verteilt (Abb. 2.1). Diese Verteilung bleibt nach den verschiedenen

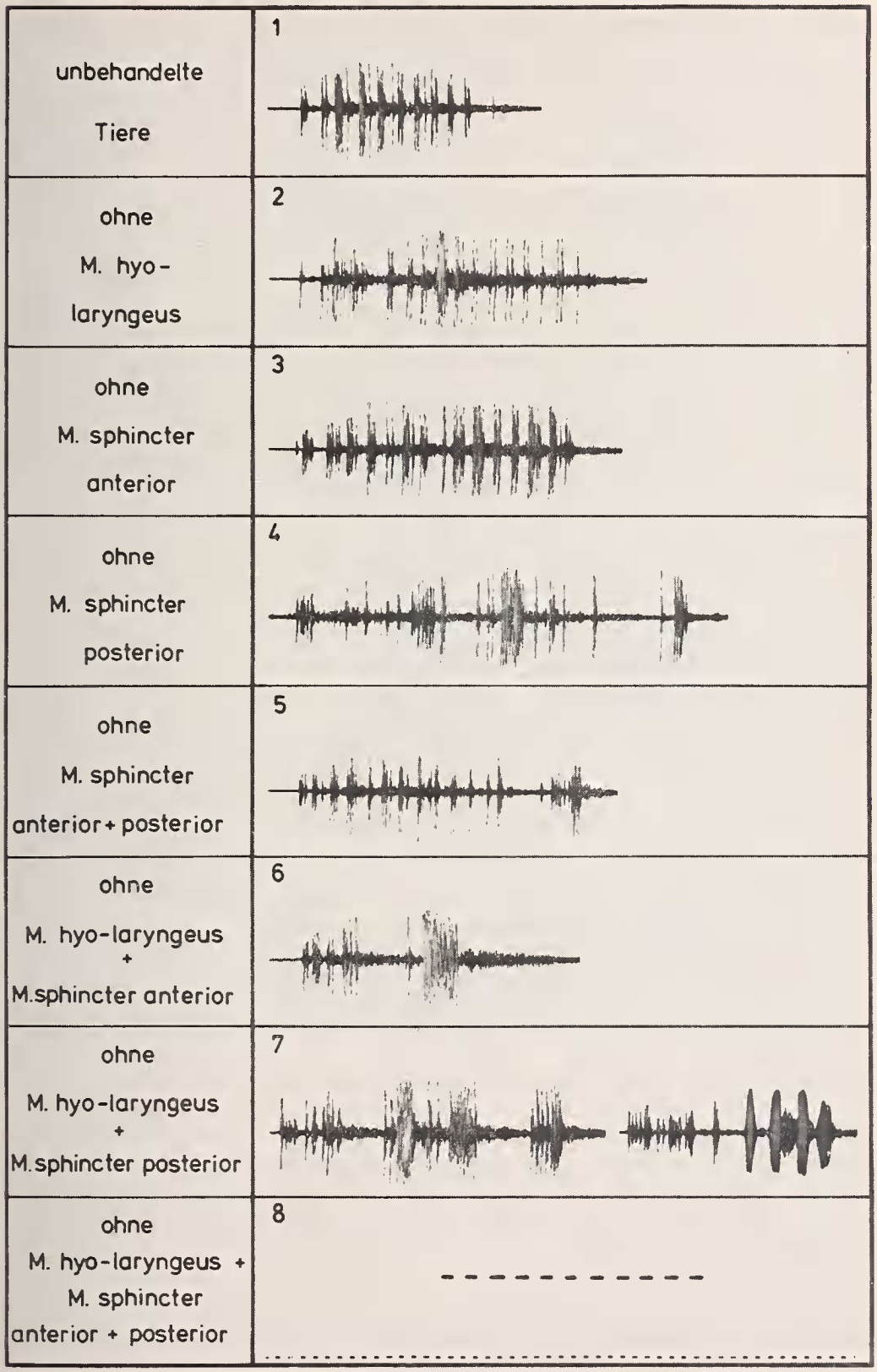

Abb. 3: Oszillogramme von Revierrufen unbehandelter und operierter Tiere. Zeitmarke 50 Hz.

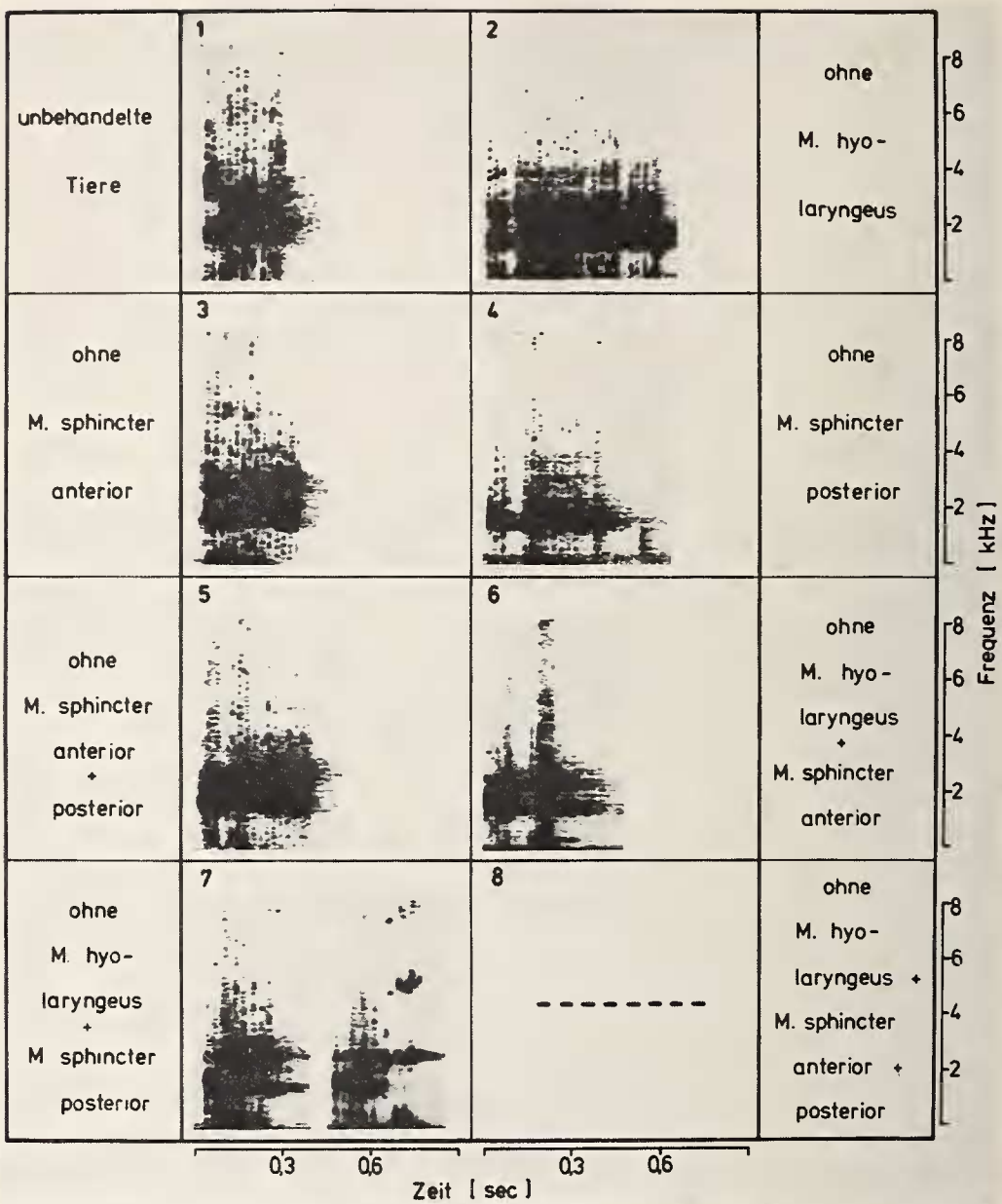

Abb. 4: Frequenzspektrogramme von Revierrufen unbehandelter und operierter Tiere.

Muskelausschaltungen im wesentlichen bestehen. Auch die Häufung der Frequenzen zwischen 1 und 3 kHz bleibt, von kleineren Veränderungen abgesehen, erhalten (Abb. 2.2—7).

Der Revierruf: Die Fähigkeit zur Impulsbildung nach dem Muster der unbehandelten Tiere bleibt nach allen Ausschaltversuchen im wesent-

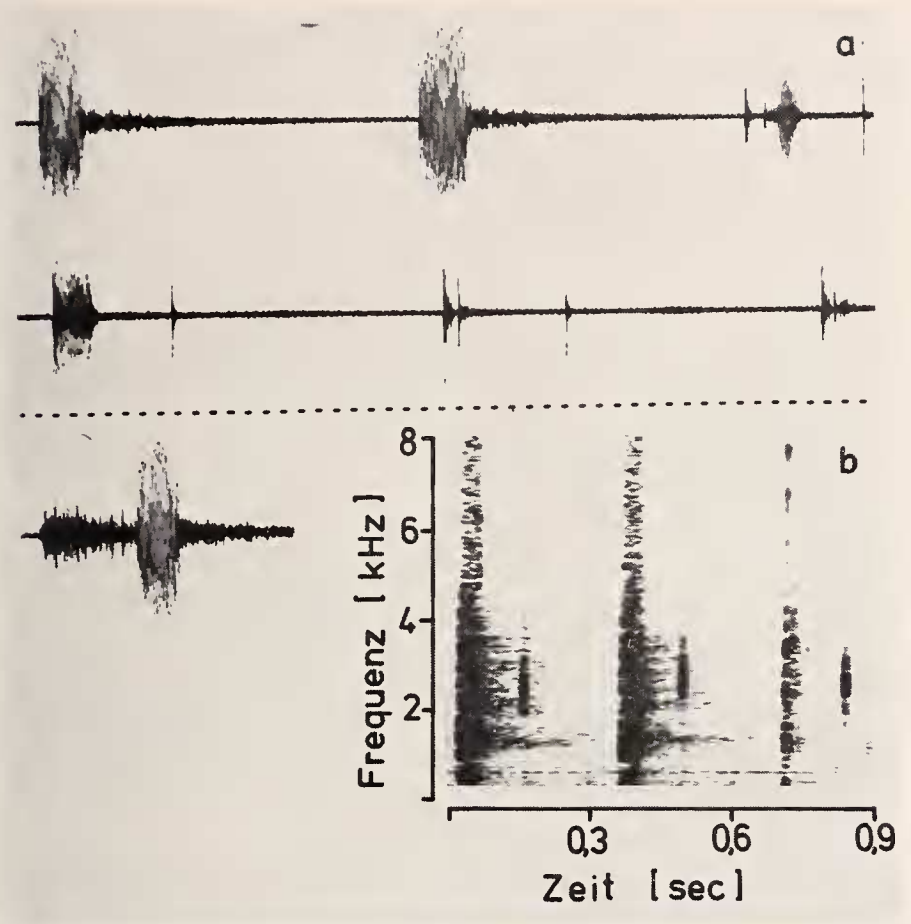

Abb. 5: Oszillogramm und Frequenzspektrogramm von Paarungsrufen nach Entfernung aller Kehlkopfmuskeln und der Arytaenoide bis zu den Stimmbändern. Zeitmarke 50 Hz.

lichen erhalten. Allerdings kommt in einigen Fällen eine Art der Impulsbildung hinzu, die der bei den PR nach den einzelnen Ausschaltversuchen gleicht (Abb. 3.6/3.7 und z. T. Abb. 3.4). D. h. die einzelnen Impulse sind nicht mehr gegeneinander abgesetzt, sondern laufen unregelmäßig zusammen. Diese Art der Impulsbildung ist zwar auch bei Rufen intakter Tiere zu beobachten; aber die Dauer dieser kurzen Impulsgruppen innerhalb des Rufes bewegt sich lediglich zwischen 10—20 ms. Auch Impulsbildungen, bei denen die einzelnen Impulse zwar sehr dicht stehen, sich aber noch auftrennen lassen, sind für den normalen RR nicht typisch (Abb. 3.2 am Anfang; 3.4 erste Hälfte; 3.7 erster Ruf am Anfang und am Ende, 2. Ruf am Anfang).

Auffällige Störungen zeigen sich im Rhythmus der Impulse. Das tritt deutlich in Erscheinung bei den „gestotterten" Rufen nach Abnahme des

M. sphincter posterior (Abb. 3.4) und bei kombinierten Ausschaltungen (Abb. 3.6 und 3.7).

Die RR der behandelten Tiere sind nicht leiser als die RR der unbehandelten Tiere. Vereinzelt bereitet die Dämpfung der Impulse innerhalb des Rufes dem Tier besondere Schwierigkeiten; dann sind vor allem die längeren Intervalle stark schallbesetzt (Abb. 3.7). In Abb. 3.6 klingt der Ruf sehr schwach gedämpft aus.

Ähnlich wie bei den PR so reichen auch bei den RR die Frequenzen bis 8 kHz und im Bereich zwischen 1 und 3 kHz treten die Schallanteile gehäuft auf (Abb. 4.1). An diesem Bild der normalen RR lassen sich auch nach den einzelnen Ausschaltungen keine größeren Veränderungen feststellen (Abb. 4.2—7). Hingegen ist nach gemeinsamer Abnahme des M. hyo-laryngeus und des M. sphincter posterior (Abb. 3.7) die Fähigkeit bemerkenswert, neben geräuschhaften Impulsen auch Klangimpulse hervorzubringen, die im Rhythmus ähnlich aneinandergereiht sind wie die Geräuschimpulse. Die Klänge haben eine Grundfrequenz um 500 Hz mit drei Obertönen bei etwas über 3, bei 5 und 8 kHz (Abb. 4.7).

Die Abnahme aller Kehlkopfmuskeln mit Ausnahme des M. dilatator führt zum Stimmverlust (Abb. 1.8 und 3.8). Bei dem Versuch zu rufen füllt sich zwar der Kehlsack während der Exspiration der Lunge mit Luft; aber das Tier stößt dabei keinen Laut aus und bricht den Versuch nach einigen Wiederholungen ab.

Ebenfalls zum Stimmverlust führt die Ausschaltung aller Kehlkopfmuskeln. Die Flanken der Tiere sind eingefallen, denn die Tiere sind nicht mehr fähig, Luft in die Lungen einzuatmen.

Trägt man alle Muskeln des Kehlkopfes ab und schneidet die Arytaenoide bis zu den Stimmbändern weg, so kann der Frosch noch rufen (Abb. 5). Die PR sind aber entweder verkürzt oder sogar auf zwei bis drei Knallimpulse reduziert.

Diskussion

Ohne M. dilatator können die Tiere nicht rufen. Wie die Ausschaltungen an *Bufo* und *Rana* (Weber 1975) so machen auch diese Ergebnisse deutlich, daß der Kehlkopf nur mit Hilfe dieses Muskels geöffnet werden kann. D. h. die Exspiration und die Inspiration der Lungenatmung werden über diesen Muskel geregelt. Darüber hinaus beeinflußt der M. dilatator auch die Lautbildung. Das zeigt ein Vergleich der Ergebnisse in Abb. 1.8/3.8 und in Abb. 5. Die Entfernung aller Kehlkopfmuskeln und der Arytaenoide bis zu den Stimmbändern verändert zwar in starkem Maße das Rufbild, führt aber nicht zum Stimmverlust. Entfernt man aber alle

Muskeln mit Ausnahme des *M. dilatator*, so kann der Frosch zwar noch in die Lungen einatmen, aber nicht mehr rufen. Wahrscheinlich klappen bei der Kontraktion des *M. dilatator* die Arytaenoide so auf, daß der Abstand zwischen den Stimmbändern größer wird als während der Ruhestellung. Bereits die Gegenwart des vorderen oder hinteren Sphincter-Muskels reicht aus, diese Veränderung so zu korrigieren, daß der Laubfrosch wieder stimmfähig wird.

Der Ausfall der Stimmbildung nach der Ausschaltung in Abb. 1.8 und 3.8 deutet sich bereits an, wenn neben dem M. dilatator nur noch eine Portion des M. sphincter erhalten bleibt. Die Paarungsrufe werden dann etwas kürzer (Abb. 1.6/1.7), der Rhythmus der Revierrufe ist stark gestört (Abb. 3.6/3.7), und ein Teil der Revierrufe kommt nicht zustande, weil die Exspirationsluft lediglich stoßartig in den Kehlsack gedrückt wird.

Während bei *Rana pipiens* die Kehlkopfmuskeln bei der Bildung des Lautmusters der Befreiungsrufe aktiv mitbeteiligt sind (Schmidt, 1972), besteht bei *Bufo* diese Beziehung nicht (Martin, 1971; Martin und Gans, 1972). Auf Grund der impulshaften Rufe läßt sich *Hyla a. savignyi* hinsichtlich der Lautbildung wahrscheinlich am ehesten mit *Rana pipiens* vergleichen. Allerdings scheint hier dem M. sphincter posterior bei der Positionierung der Stimmbänder nicht die Schlüsselstellung zuzufallen wie es für *Rana pipiens* zutrifft.

Der modifizierende Einfluß der Kehlkopfmuskeln läßt sich im einzelnen nicht erschließen. Jede Ausschaltung ist so schwerwiegend, daß bei den Paarungsrufen eine geordnete Impulsbildung unterbleibt. Wir können daraus folgern, daß die Aktivität der einzelnen Muskeln während der Lautbildung so aufeinander abgestimmt ist, daß die Impulsbildung der Paarungsrufe chaotisch wird, wenn entweder der M. sphincter anterior oder posterior oder der M. hyo-laryngeus ausfällt. Das bedeutet auch, daß sich die Störungen nur geringfügig aufsummieren, wenn man die Muskeln untereinander kombiniert ausschaltet. Betrachtet man aber die Impulse der Revierrufe, so fällt auf, daß der Laubfrosch auch nach den verschiedenen Ausschaltungen grundsätzlich imstande bleibt, normale Impulse zu bilden. Da bei den Revierrufen zwischen den Impulsen größere Intervalle liegen als bei den Paarungsrufen, muß der Grund für die ungeordnete Impulsbildung der Paarungsrufe darin gesucht werden, daß der Frosch die einzelnen Impulse nicht mehr so sauber und so schnell dämpfen kann wie es für die dichte Impulsfolge der Paarungsrufe erforderlich ist.

Zusammenfassung

Bei Männchen von *Hyla arborea savignyi* wurden die Kehlkopfmuskeln einzeln und untereinander kombiniert operativ entfernt und anschließend die Paarungs- und Revierrufe mit Hilfe von Oszillogrammen und Sonagrammen untersucht.

Nach allen Ausschaltungen, bei denen die Fähigkeit zur Stimmbildung erhalten bleibt, ist bei den Paarungsrufen vor allem die Bildung der Impulse gestört, bei den Revierrufen der Rhythmus der Impulse. Entfernt man alle Kehlkopfmuskeln oder den M. dilatator allein oder alle Kehlkopfmuskeln mit Ausnahme des M. dilatator, so können die Tiere nicht rufen.

Summary

In males *Hyla arborea savignyi* the laryngeal muscles were removed by operation individually and combined with one another. Subsequently the mating calls and the territorial calls were investigated by means of oscillograms and sonagrams.

All removals, which do not abolish the ability of vocalisation, result primarily in an incomplete pulse-generation in mating calls, and an irregularily patterned pulse-sequence in territorial calls. If all laryngeal muscles or the m. dilatator or all laryngeal muscles with the exception of the m. dilatator are removed, calling ability is lost.

Literaturverzeichnis

Eichelberg H., und H. Schneider (1973): Die Feinstruktur der Kehlkopfmuskeln des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.), im Vergleich zu einem Skelettmuskel. Z. Zellforsch. 141: 223—233.

— und H. Schneider (1974): The Fine Structure of the Larynx Muscles in Female Tree Frogs, *Hyla a. arborea* L. (Anura, Amphibia). Cell Tiss. Res. 152: 185—191.

Heinzmann, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (Laur.). Oecologia (Berl.) 5: 19—55.

Lörcher, K. (1969): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). Oecologia (Berl.) 3: 84—124.

— und H. Schneider (1973): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte, *Bufo calamita* (Laur.) und der Wechselkröte, *Bufo v. viridis* (Laur.). Z. Tierpsychol. 32: 506—521.

Manz, R. (1975): Die Fusionsfrequenzen der Kehlkopfmuskeln und eines Beinmuskels in Abhängigkeit von der Temperatur bei europäischen Froschlurchen (Anura). Zool. Jb. Physiol. 79: 221—245.

Martin, W. F. (1971): Mechanics of Sound Production in Toads of the Genus *Bufo:* Passive Elements. J. Exp. Zool. 176: 273—294.

— and C. Gans (1972): Muscular Control of the Vocal Tract During Release Signaling in the Toad *Bufo valliceps*. J. Morph. 137: 1—28.

Paulsen, K. (1965): Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Froschkehlkopfes (mit besonderer Berücksichtigung der Stimmbildung). Z. wiss. Zool. 172: 1—16.

Schmidt, R. S. (1972): Action of Intrinsic Laryngeal Muscles during Release Calling in Leopard Frog. J. Exp. Zool. 181: 233—244.

Schneider, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). Z. vergl. Physiol. 57: 174—189.

— (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. Z. vergl. Physiol. 61: 369—385.

— (1970): Morphologie des Larynx von *Hyla a. arborea* (L.) und *(Hyla meridionalis* Boettger (Amphibia, Anura). Z. Morph. Tiere 66: 299—309.

— (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). Bonn. Zool. Beitr. 24: 51—61.

— (1974): Structure of the Mating Calls and Relationships of the European Tree Frogs (Hylidae, Anura). Oecologia (Berl.) 14: 99—110.

— and E. Nevo (1972): Bio-Acoustic Study of the Yellow-Lemon Treefrog, *Hyla arborea savignyi* Audouin. Zool. Jb. Physiol. 76: 497—506.

Wahl, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). Oecologia (Berl.) 3: 14—55.

Weber, E. (1974): Vergleichende Untersuchungen zur Bioakustik von *Discoglossus pictus,* Otth 1837 und *Discoglossus sardus,* Tschudi 1837 (Discoglossidae, Anura). Zool. Jb. Physiol. 78: 40—84.

— (1975): Die Veränderung der Befreiungsrufe bei sechs europäischen Anuren nach Ausschaltung von Kehlkopfmuskeln (Amphibia). Zool. Jb. Physiol. 79: 311—320.

Anschrift des Verfassers: Dr. E. Weber, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, 53 Bonn